Mitt.Bot.Staatssamml.München 28	p. 297-311	31.12.1989	ISSN 0006-8179

Bemerkungen zur Karyologie der Gattung Lysimachia L. Chromosomenzahlen und Evolution

von

G. R. HEUBL

Summary

Informations on the chromosome numbers and chromosome morphology of Lysimachia nemorum L. (2 n = 16), L. nummularia L. (2 n = 30), L. thyrsiflora L. (2n = 42), L. punctata L. (2n = 30) and L. vulgaris L. (2 n = 84) are given and compared with earlier reports. The available chromosomal data are summarized, the systematic value as well as the evolutionary significance of different base numbers is discussed and a survey of phylogenetic affinities is presented.

Einleitung

Die Gattung **Lysimachia** L., mit etwa 180 Arten eine der größten innerhalb der Familie der Primulaceae, hat ihr Mannigfaltigkeitszentrum in SO - Asien, wo mehr als 120 Arten vorkommen. Ausgehend von diesem Verbreitungsschwerpunkt erstreckt sich das Areal der Gattung über die temperaten Regionen der Nordhemisphäre, erfaßt noch Teilbereiche Afrikas und Australiens und bezieht auch Nord- und Südamerika mit ein.
In der von KLATT (1866) mit zahlreichen Illustrationen ausgestatteten Monographie werden bereits 45 Arten erwähnt, die der Autor in 9 Sektionen gruppiert. KNUTH (1905), der eine Übersicht der Gattung in ENGLER 's " Pflanzenreich " gab, berücksichtigte etwa 110 Arten, die er auf 16 Sektionen verteilte. Im Rahmen seiner umfangreichen Revision der chinesischen **Lysimachia** - Arten wurden von HANDEL-MAZZETTI (1928) nicht weniger als 147 Arten erfaßt. Das von ihm vorgeschlagene taxonomische Konzept, die Gattung in 5 Subgenera und 18 Sektionen zu gliedern, hat bis heute Bestand und wurde lediglich von HUYNH (1970) sowie CHEN & HU (1979) geringfügig modifiziert.
Wenngleich die in "Flora Europaea" (1972) berücksichtigten **Lysimachia**-Arten hinsichtlich der Taxonomie keinerlei Probleme mehr beinhalten und ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Sektionen geklärt scheint, ist es verwunderlich, daß die karyologischen Daten ein völlig anderes Bild wiedergeben. In ROTHMALER's Exkursionsflora (Kritischer Band, 1986) werden allein für die 5 mitteleuropäischen **Lysimachia**- Arten nicht weniger als 11 verschiedene Chromosomenzahlen (2n = 16, 18, 28, 30, 32, 36, 43, 45, 54, 56, 84) angegeben. Dieser Sachverhalt wird noch komplexer, wenn man ältere Angaben aus Chromosomenatlanten und Index-Listen mit berücksichtigt.

In Anbetracht der aufgezeigten Problematik schien es angebracht die Chomosomenzahlen der mitteleuropäischen Taxa einer kritischen Überprüfung zu unterziehen. Darüberhinaus sollte der Versuch unternommen werden die bisher aus der Gattung **Lysimachia** bekannt gewordenen Chromosomenzahlen zu erfassen und ihre Wertigkeit in Bezug auf die taxonomische Gliederung der Gattung zu diskutieren.

Methoden

Die karyologischen Untersuchungen wurden an Zellen des Wurzelspitzenmeristems durchgeführt. Nach Vorbehandlung in 0,002 mol Hydroxychinolin-Lösung wurden die Wurzelspitzen in 2n Salzsäure (10 Minuten; 60° C) hydrolysiert, mit Orcein unter leichtem Erwärmen gefärbt und in üblicher Weise zu Quetschpräparaten verarbeitet.

Karyologisch untersuchte Arten

Lysimachia nemorum L.

Für L. **nemorum** werden in der Literatur die beiden Chromosomenzahlen 2n = 16 und 2n = 18 angegeben. Die in "Flora Europaea" (1972) angeführte Chromosomenzahl 2n = 28, die auch in den ergänzenden "Chromosomenzahlen - Index" (Moore, 1978) Eingang gefunden hat, ist falsch zitiert, da WULFF (1938) in der Originalliteratur 2n = 18 angibt. Somit ergibt sich eine deutliche Polarisierung auf die Chromosomenzahlen 2n = 16 und 2n = 18, die in der Literatur etwa mit der gleichen Häufigkeit auftreten. Während WULFF (1938), SKALINSKA et al. (1964), GARAJOVA in MAJOVSKY et al. (1970) sowie LÖVE & LÖVE (1974) 2n = 18 angeben, ermittelten GADELLA & KLIPHUIS (1963), KRESS (1969) und KRAHULCOVA (1988) die Chromosomenzahl 2n = 16.
In einer früheren zytotaxonomischen Studie über **Lysimachia azorica** HORNEM. ex HOOKER (HEUBL & VOGT, 1988) wurde bereits dieses Problem des bestehenden "Chromosomenzahlen - Dualismus" diskutiert. Die karyologischen Analysen an L. **nemorum** zeigten, daß in fast allen Metaphasen 1-2 kleine Chromosomen auftraten, die aufgrund ihrer geringen Größe, ihrer Instabilität und strukturellen Beschaffenheit als B-Chromosomen interpretiert wurden (Abb. 1b, 1c, 1d.). Auch in den von WULFF (1938) sowie von SKALINSKA (1964) abgebildeten Karyotypen sind diese beiden "akzessorischen Chromosomen" zu finden. Eine erneute Analyse der Prophasen und Prometaphasen zeigte, daß in diesen Mitose - Stadien die Häufigkeit der beiden akzessorischen Chromosomen deutlich abnimmt. Andererseits läßt sich erkennen, daß diese Fragmente über lange Filamente mit zwei submetazentrischen Chromosomen in Kontakt stehen (Abb. 1a.). Es ist bezeichnend, daß gerade in den Metaphasen schon durch geringe mechanische Einwirkung, diese verhältnismäßig großen Satelliten abgetrennt werden und demzufolge von verschiedenen Autoren fälschlicherweise als kleines Chromosomenpaar gedeutet wurden. Auch KRAHULCOVA (1988) weist auf diese Chromosomenfragmentierung bei der Anfertigung von Quetschpräparaten hin.

Untersuchte Aufsammlungen:

Deutschland:

Bayern: Eichstätt, Tümpel 408a im Wellheimer Forst; B. & J. E. Krach............ 2n = 16

- : Immenstadt/Allgäu, Steineberg; 20. 8.1987; N. Müller .... 2n = 16

- : Landsberg, Dießen-Rott, bei Dettenschwang; 3.10.1987; W.Lippert (2497) .... 2n = 16

- : Starnberg, am Weg von Tutzing zur Ilkahöhe; 14.8.1988; G.Heubl......................... 2n = 16

Niedersachsen: Veckerhagen a. d. Weser; 13.5.1989; F.Hellwig .... 2n = 16

Weitere Fundortsangaben (19 Zählungen) siehe HEUBL & VOGT (1988).

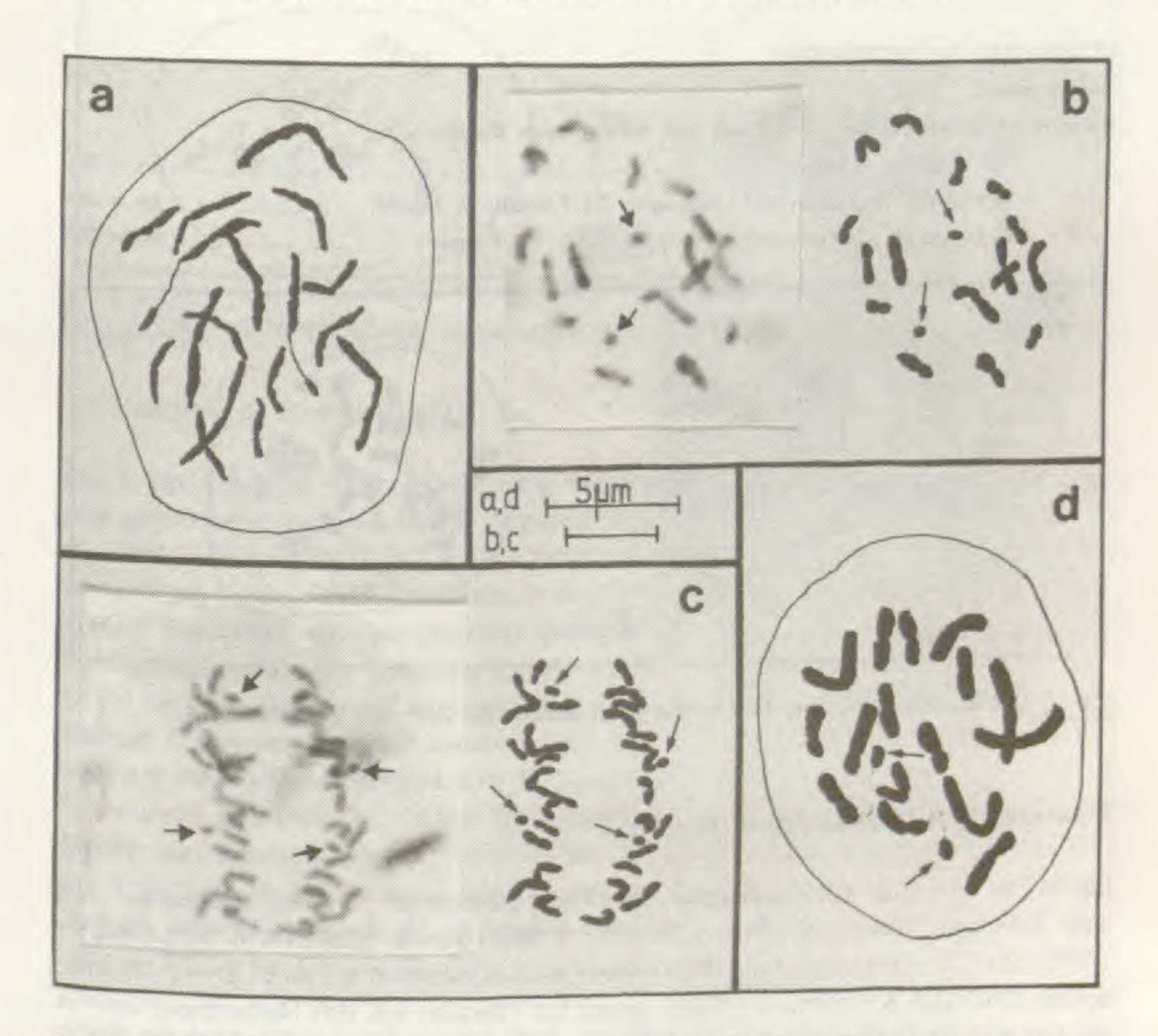


Abb. 1. Lysimachia nemorum. b, d - Metaphaseplatten mit 2n = 16 Chromosomen; a - Prometaphase; c - Anaphase. Die Satelliten sind mit Pfeilen markiert.

Lysimachia punctata L.

In Übereinstimmung mit den früheren Angaben von REESE (1953), KRESS (1969), FAGIOLI & FABRI (1971), COOPERRIDER & BROCKETT (1975), UHRIKOVA (in MAJOVSKY et al., 1974), VACHOVA & FERAKOVA (1975), Van LOON (1980) sowie STRID & FRANZEN (1981) wurde für diese Art die Chromosomenzahl 2n = 30 bestimmt. Der Karyotyp dieses Taxons setzt sich aus überwiegend meta - bis submetazentrischen Chromosomen zusammen und zeigt nur eine geringfügige Differenzierung (Abb. 2.).
Die für L. punctata L. subsp. tomentosa (DAV.) D. PEEV mitgeteilte Chromosomenzahl von 2n = 30 fügt sich gut in das einheitliche Bild.

Untersuchte Aufsammlungen:

Deutschland:

Bayern: Wolfratshausen, am Weg von Icking nach Schäftlarn;
26.7.1987; G. Heubl .... 2n = 30
- : München, Isarauen bei Freimann; 24.7.1988; G. Heubl .... 2n = 30
- : Gröbenzell, Gartenherkunft; 3.10.1987; W. Lippert .... 2n = 30

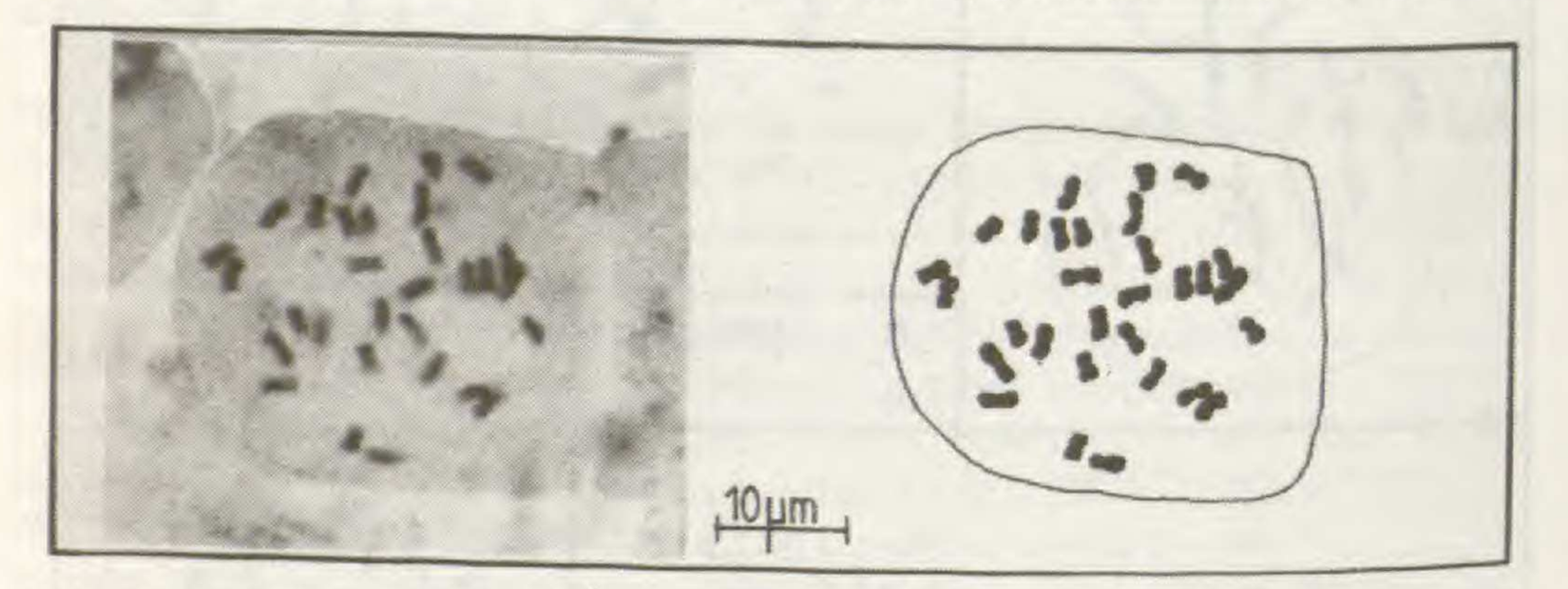


Abb. 2. Lysimachia punctata. Mitotische Metaphase mit 2n = 30 Chromosomen.

Lysimachia thyrsiflora L.

Die in der Literatur für Lysimachia thyrsiflora publizierten Chromosomenzahlen sind sehr heterogen. Während LÖVE & RITCHIE (1966) sowie BELAEVA & SIPLIVINSKY (1975) 2n = 20 ermittelten, fand PRZYVARA (in SKALINSKA et al., 1976) 2n=40 Chromosomen. GADELLA & KLIPHUIS (1963) geben für Pflanzen aus den Niederlanden 2n = 54 an. Die eigenen Untersuchungen bestätigen lediglich die Angaben von COOPERRIDER & BROCKETT (1975), TANAKA & HIZUME (1980) sowie PACKER & WITKUS (1982) die ebenfalls die Chromosomenzahl 2n = 42 für dieses Taxon ermittelten. Der Karyotyp (Abb. 3.) ist durch meta - submetazentrische Chromosomen charakterisiert, wobei lediglich 2 größere m - Chromosomen etwas deutlicher in Erscheinung treten.

Untersuchte Aufsammlungen:

Deutschland

Bayern: Trostberg, zwischen Spielberg und Thalham ; 8.6.1988;
W. A. Zahlheimer (7939) .... 2n = 42

– : Wasserburg a. Inn, Frabertsham; 8.6.1988;
W. A. Zahlheimer (7940) .... 2n = 42

– : Fürstenfeldbruck, Ampermoos südl. Grafrath; 23.7.1989;
G. Heubl .... 2n = 42

– : Murnau, Murnauer Moos ; 17.6.1988; G. Heubl .... 2n = 42

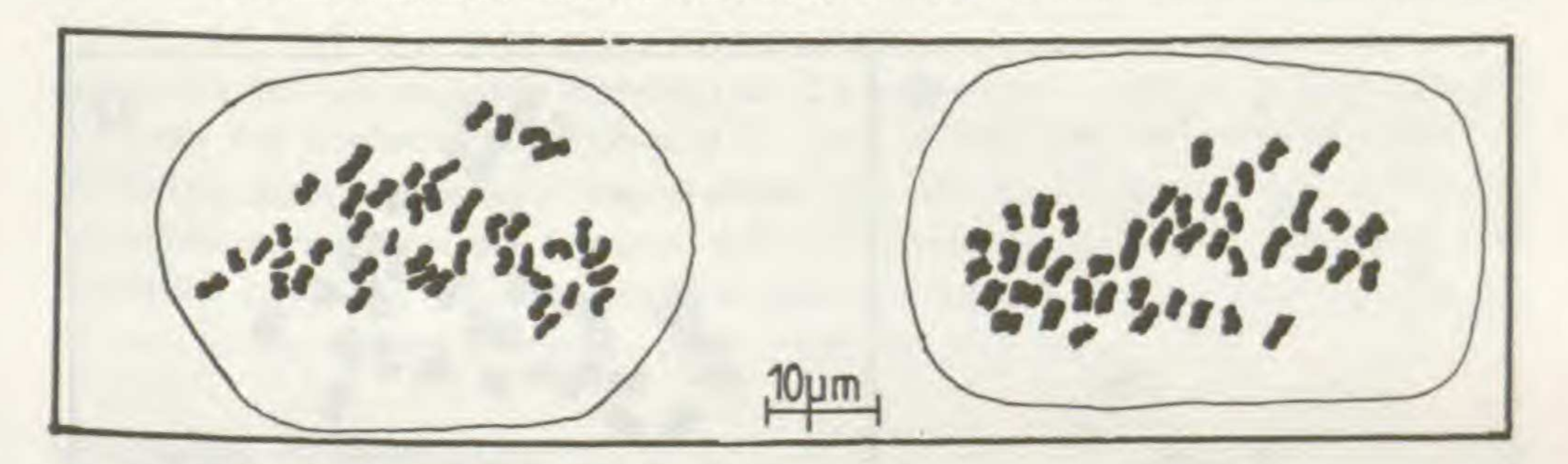


Abb. 3. Lysimachia thyrsiflora. Metaphasen mit 2n = 42 Chromosomen.

Lysimachia nummularia L.

Die in der Literatur für L. nummularia mitgeteilten Chromosomenzahlen lassen kaum eine gemeinsame Basis erkennen. Während WULFF (1938), CZAPIK (in SKALINSKA et al., 1964) sowie UHRIKOVA (in MAJOVSKY et al., 1976) die Chromosomenzahl 2n = 36 feststellten, fanden PEEV (1976) sowie GADELLA & KLIPHUIS (1963) 2n = 32 Chromosomen. Besonders aus dem Rahmen fallen die Zählungen von GADELLA & KLIPHUIS (1963; 1967) die auch aneuploide Zahlen von 2n = 43 bzw. 2n = 45 ermittelten.
Es ist bemerkenswert, daß an eigenem Material keine der in der Literatur bisher bekannten Chromosomenzahlen bestätigt werden konnte. Die Untersuchungen erbrachten konstant die Chromosomenzahl 2n = 30. Lediglich bei einer Pflanze lag die abweichende Chromosomenzahl von 2n = 45 vor. Diese Zählung könnte auf Unregelmäßigkeiten in der Mitose zurückgeführt werden, da auch der bei vielen Pflanzen fehlende Fruchtansatz mit Störungen im Meioseablauf erklärt wird. Für die Entstehung der Chomosomenzahl 2n = 45 wäre allerdings auch die Kombination eines unreduzierten Gameten mit einem normal reduzierten Gameten (n = 30 + n = 15 → 2n = 45) denkbar. Die Übereinstimmungen zwischen den eigenen Beobachtungen und den Angaben von GADELLA & KLIPHUIS wären ein Indiz dafür. Der Karyotyp von L. nummularia mit 2n = 30 Chromosomen zeigt keine ausgeprägte Differenzierung (Abb. 4.). Die Mehrheit der Chromosomen ist dem meta - bis submetazentrischen Typ zuzuordnen. Lediglich ein größeres Chromosomenpaar tritt im Karyotyp etwas hervor. In ähnlicher Weise wie bei L. nemorum kann dieses Chromosomenpaar bei mechanischer Einwirkung leicht auseinanderbrechen und in den Metaphasen scheinbar eine Erhöhung der Chromosomenzahl bewirken. Die in der Literatur mehrfach angegebene Zahl von 2n = 32 wäre damit erklärbar.

Untersuchte Aufsammlungen:

Deutschland:

Bayern: Starnberg, Maisinger Schlucht; 4.9.1988; G. Heubl .... 2n = 30
- : Starnberg, Mühltal zwischen Gauting und Starnberg; 4.9.1988; G. Heubl .... 2n = 30
- : Eichstätt, Unkenwiese im Weilheimer Forst; B. & J.E. Krach .... 2n = 30
- : Augsburg, Siebentischpark; 24.8.1987; N. Müller .... 2n = 30
- : Wasserburg a. Inn, Frabertsham; 8.6.1988; W. Zahlheimer .... 2n = 30
- : Glonn; Kleinhelfendorf; W. Zahlheimer .... 2n = 30



Abb. 4. **Lysimachia nummularia.** a, b - Metaphasestadien mit 2n = 30 Chromosomen.
c - Metaphase mit 2n = 45 Chromosomen.

Lysimachia vulgaris L.

Für diese weitverbreitete Art werden verschiedene Chromosomenzahlen angegeben, die sich mit wenigen Ausnahmen auf die Basiszahl x= 7 zurückführen lassen. GADELLA & KLIPHUIS (1963) geben ebenso wie LAANE (1969) die Chromosomenzahl 2n= 56 an, während VACHOVA & FERAKOVA (1986) 2n = 28 ermittelten. Auch PEEV (1976) gibt für L. **vulgaris subsp. glanduloso - villosa** (BECK.) PEEV die Chromosomenzahl 2n=28 an. Von GADELLA & KLIPHUIS (1971), LÖVE & LÖVE (1982), TANAKA & HIZUME (1980) sowie ROSTOVTSEVA (1981) wird die Chromosomenzahl 2n= 42 berichtet, die auch von PACKER & WITKUS (1982) bestätigt wurde. Chromosomenzahlen die höheren Ploidiestufen zuzuordnen sind wurden von PRZYWARA (in SKALINSKA et al.,

1976) sowie GADELLA & KLIPHUIS (1968) ermittelt. Diese Autoren geben 2n = 84 für L. **vulgaris** an. Etwas abweichend sind die Angaben von TANAKA (1974), der für **Lysimachia vulgaris subsp. davurica** (LEDEB.) TATEW. die Chromosomenzahlen 2n=24 und 2n=48 angibt. Gleiches gilt für die Zahl 2n=70, die von GADELLA & KLIPHUIS (1973) publiziert wurde. Die eigenen Untersuchungen ergaben für alle Aufsammlungen konstant die Chromosomenzahl 2n=84. Die Karyotypen sind durch kleine Chromosomen charakterisiert, die mit Ausnahme von 2 SAT-Chromosomen keine markanten Differenzierungen zeigen (Abb. 5.). Die im Augenblick für L. **vulgaris** verfügbaren karyologischen Daten stützen die Annahme, daß es sich bei dieser Art um einen Polyploidkomplex handelt, der noch einer genaueren Klärung bedarf.
Betrachtet man die regionale Verteilung der Zytotypen von L. **vulgaris**, so zeigt sich, daß in Mittel- und Nordeuropa überwiegend 8x und 12x Zytotypen vorkommen, während in Osteuropa und im asiatischen Teilareal dieser Sippe die hexaploiden Zytotypen dominieren. Bemerkenswert scheint die Tatsache, daß in Südosteuropa auch noch tetraploide (4x) Zytotypen existieren. Die aufgezeigte Problematik erinnert sehr an jene Situation wie sie sich im **Symphytum officinale** - Polyploidkomplex darstellt.

Untersuchte Aufsammlungen:

Deutschland:

Bayern: Murnau, Staffelsee bei Uffing; 10.7.1988; G. Heubl .... 2n = 84
- : München, Isarauen zwischen Unterföhring und Ismaning; 24.7.1988; G. Heubl .... 2n = 84
- : Wolfratshausen, zwischen Egling und Ascholding; 18.6.1989; G. Heubl .... 2n = 84
- : Wasserburg, bei Frabertsham; 8.6.1988; W. Zahlheimer .... 2n = 84
- : Trostberg, zwischen Spielberg und Thalheim; 8.6.1988; W. Zahlheimer .... 2n = 84
- : Augsburg, Siebentischpark; 24.8.1987; N. Müller .... 2n = 84
- : Landsberg, Schornwald SE Dettenschwang; 3.10.1987; W. Lippert .... 2n = 84

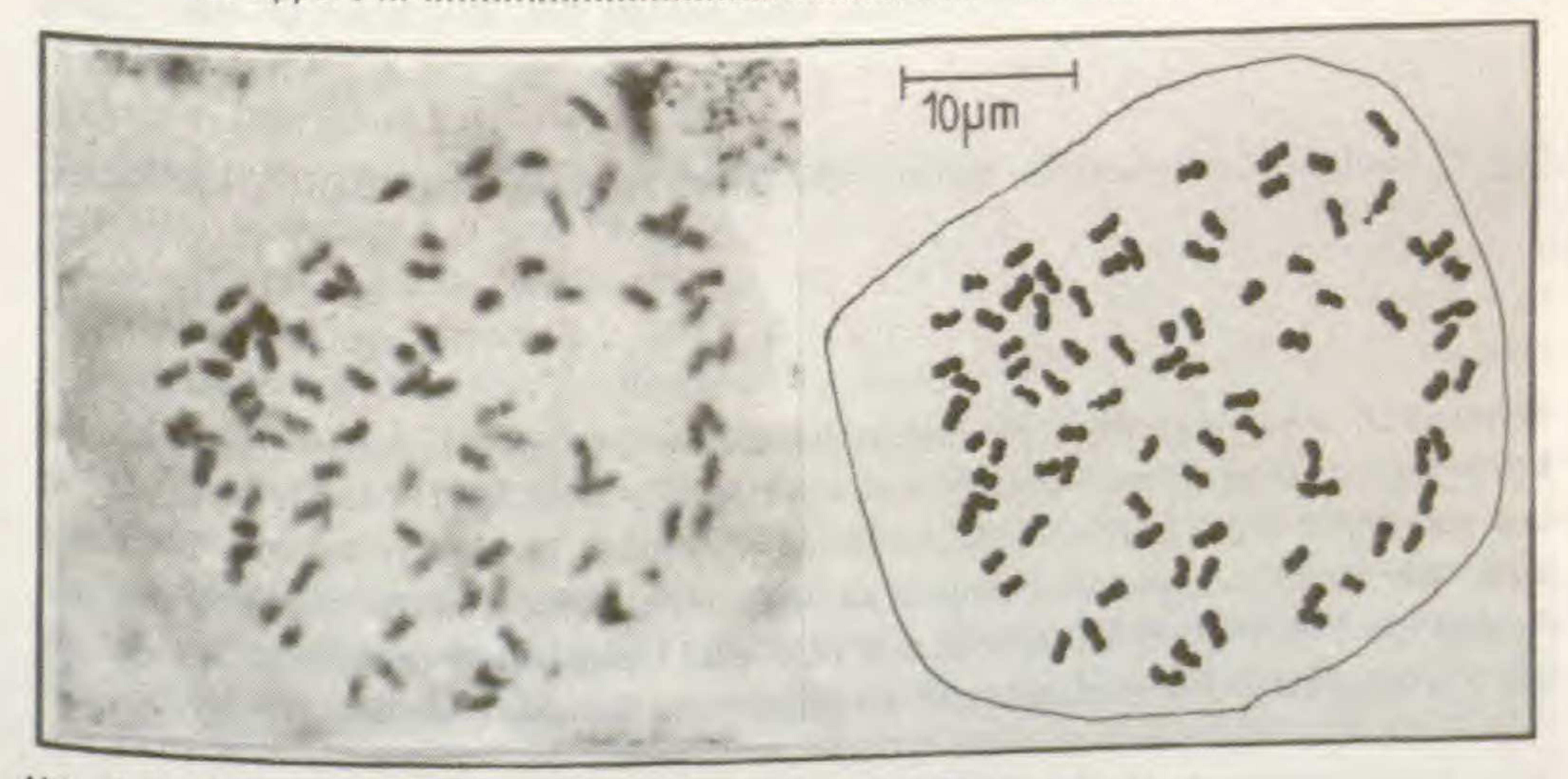


Abb. 5. **Lysimachia vulgaris**. Metaphase mit 2n = 84 Chromosomen.

Chromosomenzahlen und Taxonomie

Die Kenntnis der karyologischen Verhältnisse innerhalb der Gattung **Lysimachia** ist insofern von besonderem Interesse, als die Gattung aufgrund einer Reihe von noch ursprünglichen Merkmalen, als Basisgruppe innerhalb der Primulaceae angesehen wird. Ihr kommt demzufolge auch eine grundlegende Bedeutung für das Verständnis der Phylogenie der Familie zu.
Von den schätzungsweise 180 Arten, die bisher aus der Gattung **Lysimachia** bekannt sind, liegen im Augenblick Chromosomenzählungen von fast 50 Taxa (ca. 28 %) vor. Die beobachteten Chromosomenzahlen ergeben folgende Häufigkeitsverteilung .

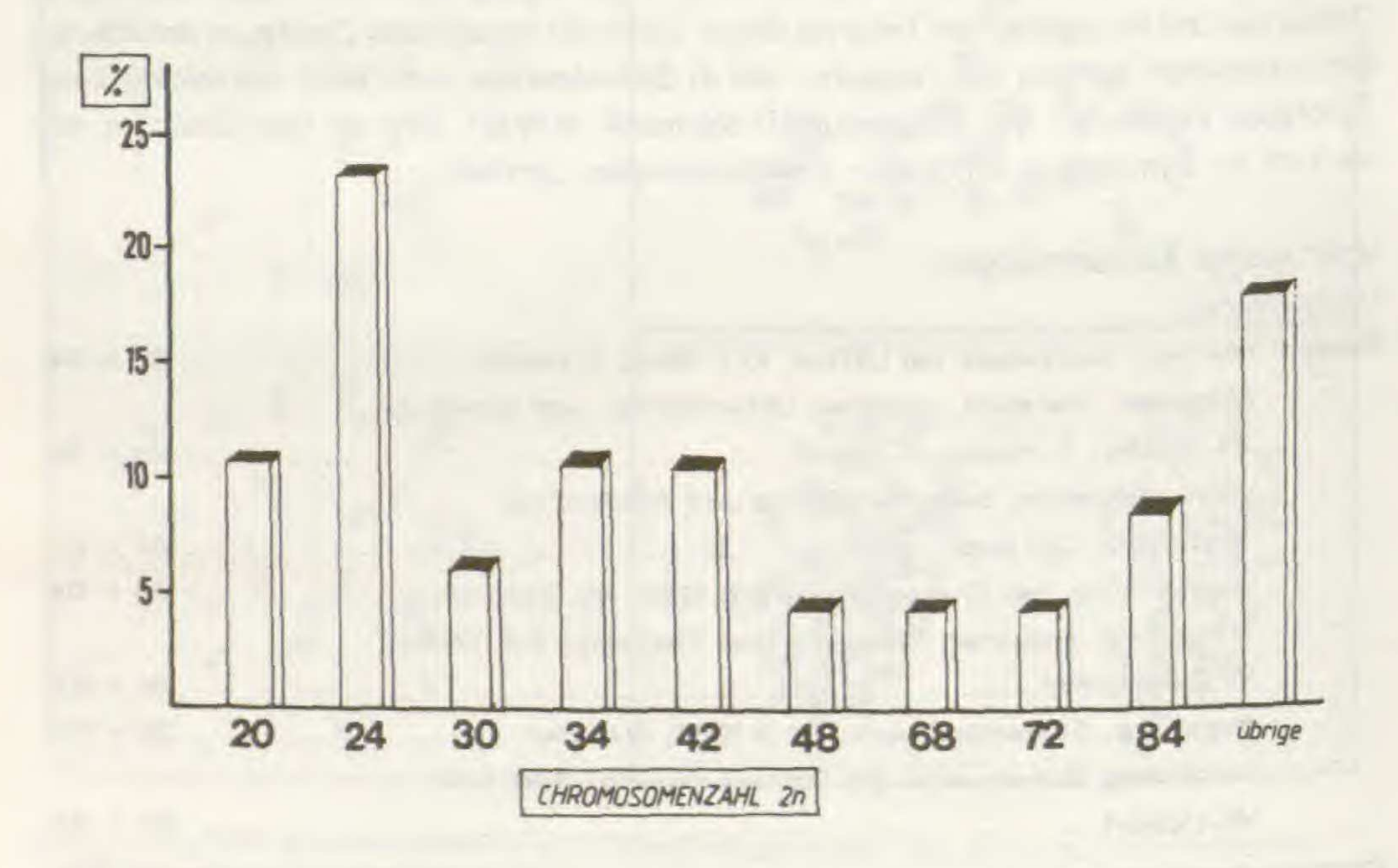


Abb. 6. Häufigkeitsverteilung der diploiden Chromosomenzahlen in der Gattung Lysimachia.

Wenngleich unser derzeitiger Kenntnisstand noch lückenhaft ist, soll im folgenden ein erster Schritt unternommen werden, das von HANDEL- MAZZETTI (1928) vorgegebene und von CHEN & HU (1979) modifizierte taxonomischen Konzept unter dem Gesichtspunkt der chromosomalen Verhältnisse zu betrachten. Darüber hinaus sollen die aus der Palynologie (HUYNH, 1970; BENNELL & HU, 1983) abgeleiteten evolutiven Trends mit den karyologischen Differenzierungen verglichen und diskutiert werden.

Subgenus **Idiophyton** HAND.-MAZZ.
Alle bisher karyologisch untersuchten Arten, die aufgrund einer Reihe von noch ursprünglichen Merkmalen in das Subgenus **Idiophyton** HAND.- MAZZ. gestellt werden, sind durch die Chromosomengrundzahl x= 5 charakterisiert. Die aus der Sektion **Apodanthera** HAND. - MAZZ. bekannten Chromosomenzahlen von **Lysimachia evalvis** WALL. mit 2n = 30, L. **ramosa** WALL. & DUBY und L. **laxa** BAUDO mit 2n = 20 sowie von L. **sikokiana** MIQ. mit 2n = 60 stützen diese Annahme. Leider fehlen für L. **insignis** HEMSL., eine der ursprünglichsten Arten innerhalb der Gattung, noch die karyologischen Daten, so daß ihre Bedeutung als mögliches Bindeglied zur Familie der Myrsiniaceae noch im Verborgenen bleibt. Der Pollen dieser Untergattung ist tricolporat, klein, meist prolat bis subprolat teilweise auch sphaeroidal , mit imperforatem Tectum. BENNELL & HU (1983) charakterisieren diesen Pollen als " Capillepis - (= 1A) " , " Wilsonii - (= 1 B) " und "Laxa - Typ (= 5)".

Subgenus **Palladia** (MOENCH) HAND.-MAZZ.
Die aus der Untergattung **Palladia** verfügbaren Chromosomenzahlen leiten sich fast ausschließlich von der Grundzahl x = 6 ab. Die in der Sektion **Spicatae** KNUTH vereinigten Arten, L. **clethroides** DUBY, L. **fortunei** MAXIM. und L. **barystachys** BUNGE sind durch die Chromosomenzahl 2n = 24 charakterisiert. Gleiches gilt für die Sektionen **Ephemerum** (REICHENB.) ENDL. und **Candidae** HAND.-MAZZ., deren Vertreter L. **ephemerum** L. und L. **prolifera** KLATT ebenfalls die Chromosomenzahl 2n = 24 aufweisen. Auch die zur Sektion **Coxia** (ENDL.) HAND.-MAZZ. zählende L. **ruhmeriana** VATKE sowie die in die Sektion **Chenopodiopsis** HAND.-MAZZ. gestellten Arten L. **pyramidalis** WALL. und L. **minoricensis** RODR. sind durch die Chromosomenzahl 2n = 24 charakterisiert. Von Bedeutung sind die Angaben, die aus der Sektion **Lubinia** (COMM.) KLATT vorliegen. Die für L. **mauritiana** LAM. mitgeteilte Zahl von 2n = 20 und die davon abzuleitende Basiszahl x = 5 würde auf eine Beziehung zur Untergattung **Idiophyton** hinweisen.
In Bezug auf die Pollenmorphologie ist in dieser Untergattung der "Taliensis-Typ (=9)" vorherrschend, aber auch der "Stenosepala - Typ (= 4 A)" und der "Mauritiana-Typ (= 4 B)" sind in den Sektionen **Spicatae** und **Lubinia** zu finden. Beide Typen sind als tricolporat, prolat, klein bis mittelgroß , mit glattem oder retikulatem Tectum zu charakterisieren.

Subgenus **Lysimachia** HAND.-MAZZ.
Die zahlreichen Arten, die in der Sektion **Nummularia** (GILIB.) KLATT vereinigt werden, vermitteln in Bezug auf ihre Chromosomenzahlen kein einheitliches Bild. **Lysimachia japonica** THUNB. mit 2n = 20 läßt sich von der Basiszahl x = 5 ableiten. Gleiches könnte man für **Lysimachia nummularia** L. und L. **punctata** L. mit 2n = 30 annehmen, außer man legt die sekundäre Basiszahl x = 15 zugrunde. Andere Verhältnisse liegen bei L. **tanakae** MAXIM. mit 2n = 24, L. **ferruginea** EDGEW. und L. **congestifolia** mit 2n = 48 vor , die sich auf die Grundzahl x = 6 zurückführen lassen. Bei L. **debilis** WALL. mit 2n = 84 könnte man ebenfalls eine Basiszahl von x = 6 in Betracht ziehen oder aber x = 7 postulieren.
Hinsichtlich der Pollenmorphologie lassen sich in dieser Sektion zwei Typen beobachten, die als " Congestiflora - (= 7 A)" und " Hypericoides -TYP (= 7 B)" bezeichnet werden.
Von Bedeutung sind die Chromosomenzahlen einiger nordamerikanischer Arten, die von RAY (1956) in der Sektion **Verticillatae** vereinigt und der Sektion **Seleucia** BIGELOW gegenübergestellt wurden. Die Chromosomenzahl 2n = 84, die für L. **quadrifolia** L. und

L. **terrestris** (L.) BRITTON, ST. & POGG. vorliegt, weist ebenso wie die für L. **loomisii** TORREY und L. **asperulaefolia** POIR. ermittelte Zahl von 2n = 42 auf eine Grundzahl von x= 7 hin und betont die Eigenständigkeit dieser Sektion. Auch der für diese Gruppe charakteristische Pollen, der von BENNELL & HU (1983) als "Fraseri-Typ (= 8A)" bezeichnet wird, stützt diese Annahme. Hier eröffnet sich ein wichtiger Anknüpfungspunkt zur Sektion **Lysimachia** HAND.-MAZZ. (= Sektion **Lysimastrum** ENDL.), da auch die für L. **vulgaris** L. ermittelten Chromosomenzahlen sowie die innerhalb der Art bekannten Cytotypen (2n= 28, 42, 56, 70 und 84) auf die Grundzahl x= 7 zurückgehen und Übereinstimmungen im Pollentyp (8A) bestehen.
Ganz andere Verhältnisse sind in der Sektion **Lerouxia** (MERAT) ENDL. zu beobachten. Die für L. **nemorum** L. und L. **azorica** HORNEM. ex HOOKER bekannten Zahlen 2n= 16 bzw. 2n= 32 basieren auf der Grundzahl x= 8. Hinsichtlich der Pollenmorphologie ist der "Serpyllifolia-Typ (= 8B)" vorherrschend. Ähnlichkeiten im Pollentyp sind vor allem mit den Sektionen **Lysimachia, Verticillatae** und **Theopyxis** festzustellen.

Subgenus **Naumburgia** (MOENCH) KLATT
Der von HANDEL-MAZZETTI (1928) aufgrund des Infloreszenz- und Blütenbauplans (6-7 zählige Blüten) für L. **thyrsiflora** angenommene Status einer eigenständigen Untergattung kommt weder in den palynologischen Merkmalen noch in Bezug auf die Chromosomenzahl zum Ausdruck. Die für L. **thyrsiflora** L. wohl gültige Chromosomenzahl von 2n= 42 läßt sich von der Grundzahl x= 7 ableiten. Die daraus resultierenden Beziehungen zur Sektion **Lysimachia** sowie zur Sektion **Verticillatae** werden in auffallender Weise von den palynologischen Befunden - auch hier liegt der "Fraseri-Pollentyp (=8A)" vor - gestützt.

Subgenus **Seleucia** BIGELOW
Besondere Verhältnisse in Bezug auf Karyologie und Palynologie liegen in der Sektion **Seleucia** BIGELOW, einem in Nordamerika zentrierten Verwandtschaftskreis, vor. Die von COFFEY & JONES karyologisch untersuchten Arten L. **radicans** HOOKER (2n= 34, 68), L. **tonsa** (WOOD) KNUTH ex ENGLER (2n = 34, 102), L. **lanceolata** WALT. (2n = 34), L. **ciliata** L. (2n = 34, 92, 96, 100, 108, 112), L. **hybrida** MICHX. (2n = 34), L. **quadriflora** SIMS (2n = 68) und L. **graminea** (GREENE) HAND.-MAZZ. (2n= 34) lassen sich auf die sekundäre Basiszahl x = 17 zurückführen. Die von THENEN (1911) sowie von HANDEL-MAZZETTI (1928) geäußerte Vermutung "...this section is to be regarded as one of the latest branches of the genus" würde gut mit den abgeleiteten karyologischen Verhältnissen übereinstimmen. Auch die palynologischen Befunde - hier liegt der seltene "Ciliata-Typ (= 6)" vor - würden damit in Einklang stehen.

Subgenus **Lysimachiopsis** (HELLER) HAND.-MAZZ.
Die isolierte Stellung der auf Hawaii endemischen Untergattung **Lysimachiospsis** (= Subg. **Sandwicensia** sensu HUYNH) kommt vor allem in der Grundzahl x=9 zum Ausdruck. Für die zur Sektion **Ciclina** KLATT zählenden Arten L. **hillebrandii** HOOKER fil. ex A.GRAY sowie für L. **kalalauensis** SKOTTSB. liegt die Chromosomenzahl 2n= 72 vor. Auch die Pollenmorphologie unterstreicht die Eigenständigkeit dieser Verwandtschaftsgruppe. Der nur hier vorliegende tetracolporate Pollen wird von BENNELL & HU (1983) als "Hillebrandii-Typ (=10)" klassifiziert.

Subgenus **Heterostylandra** (HAND.-MAZZ.) CHEN & HU
Inwieweit die aus der Palynologie abgeleiteten Beziehungen von L. **crispens** HEMSL. zur Subgenus **Palladia** gegeben sind - auch hier liegt der "Taliensis-Typ (= 9)" vor - muß aufgrund der fehlenden karyologische Daten offen bleiben. Die Klärung dieser Frage ist insofern von Interesse, als die taxonomische Stellung von L. **crispens** noch unklar ist und einige Merkmalsdifferenzierungen (z.B. ausgeprägte Kronröhre; Heterostylie) nur bei dieser Art vorkommen.

Phylogenie

Die Zusammenstellung der karyologischen Daten (Abb. 7.) zeigt sehr deutlich, daß sich die grundlegenden karyologischen Differenzierungsprozesse innerhalb der Gattung auf den Basiszahlen x =5 und x=6 vollzogen haben. Allein die Tatsache, daß ca. 50 % der Arten auf diese Linien zurückgehen, unterstreicht ihre phylogenetische Bedeutung. Aber auch die Grundzahlen x = 7, 8 und 9 waren in diesen Prozess involviert, wobei sich die Differenzierung abgeleiteter Gruppen teilweise auf der sekundären Basiszahl x=17 vollzogen hat. Bereits KRESS (1969) äußerte die Vermutung, daß die Grundzahlen x= 11 bzw. x= 9, wie sie für die Gattung **Primula** charakteristisch sind, in der Gattung **Lysimachia** in der Evolution nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben. Die Annahme, daß das Fehlen der ungeraden Zahlen n = 11 und n= 13 ein Hinweis auf das Vorliegen primärer Basiszahlen sein könnte, kann als gesichert gelten.
Bezieht man die verfügbaren chromosomalen Daten in das von HANDEL-MAZZETTI (1928) vorgegebenen taxonomische Konzept (Abb. 7.) ein, so lassen sich folgende Aussagen treffen:
Das Subgenus **Idiophyton** repräsentiert innerhalb der Gattung **Lysimachia** eine Basisgruppe die durch die Grundzahl x= 5, kleine Pollenkörner mit glatter Oberfläche, gelbe Blüten und basifixe Antheren charakterisiert ist. Beziehungen zu den Subgenera **Lysimachia** und **Palladia** wären über die Sektionen **Nummularia** und **Lubinia** gegeben, die ebenfalls noch die Grundzahl x= 5 besitzen. Aufgrund der ähnlichen Pollenmorphologie wird insbesondere die Sektion **Alternifoliae** als Bindeglied zwischen den Subgenera **Idiophyton** und **Lysimachia** betrachtet. Eine bemerkenswerte Einheit in Bezug auf die Karyologie und Palynologie bilden die Sektionen **Verticillatae**, **Lysimachia** und das Subgenus **Naumburgia**, die durch die Grundzahl x = 7 charakterisiert sind. Während der Status der Untergattung **Naumburgia** in Zweifel zu ziehen ist, sprechen die abgeleiteten Merkmale in der Sektion **Seleucia** für die Eigenständigkeit als Subgenus. Letzteres gilt für die Untergattung **Lysimachiopsis**, die aufgrund der Pollenmorphologie und der Basiszahl x=9 isoliert steht. Eine Einheit innerhalb der Untergattung **Palladia** bilden die Sektionen **Chenopodiopsis, Coxia, Spicatae, Candidae** und **Ephemerum**, die durch die Grundzahl x = 6 ausgezeichnet sind. Diese Gruppierung wird auch von den palynologischen Daten weitgehend gestützt.
Inwieweit die Subgenus **Heterostylandra** hier anzuschließen ist, bleibt aufgrund der fehlenden karyologischen Daten fraglich. Die Pollenmorphologie spricht für eine solche Beziehung. Wenngleich eingehende phytochemische Analysen der Blütenpigmente innerhalb der Gattung noch fehlen, läßt sich dennoch die Tendenz erkennen, daß innerhalb der Subgenera **Palladia** und **Heterostylandra** hauptsächlich die Flavonoide (meist weiße oder

zart gelbe Blüten) dominieren, in den übrigen Untergattungen dagegen Carotinoide (goldgelbe bis orangerote Blüten). Es ist nicht auszuschließen, daß auch dieser Merkmalskomplex von Bedeutung ist.
Im folgenden Schema sind die grundlegenden Beziehungen innerhalb der Gattung Lysimachia nach dem derzeitigen Kenntnisstand zusammenfassend dargestellt.

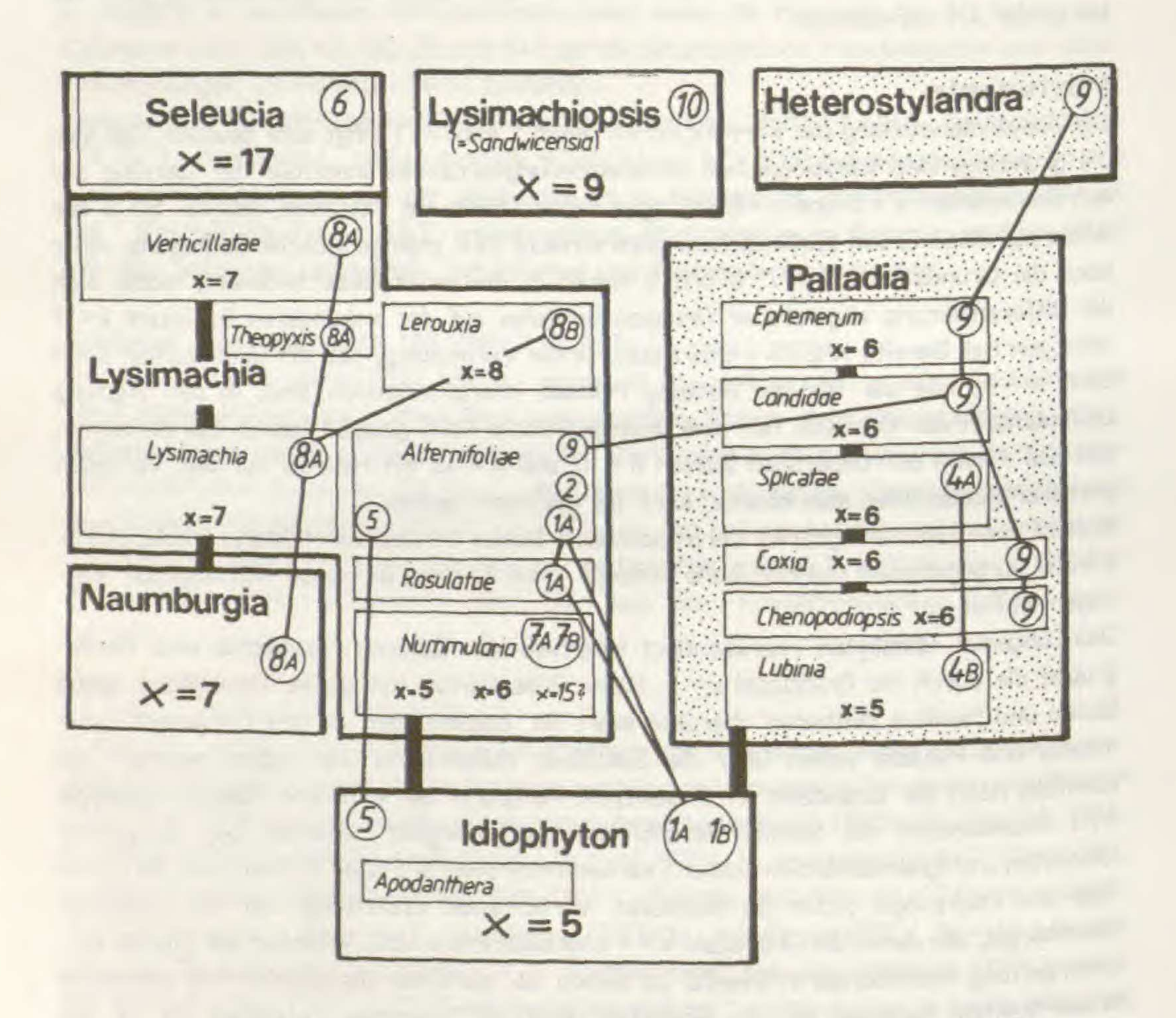


Abb. 7. Zusammenhänge zwischen den Untergattungen und Sektionen der Gattung Lysimachia nach HANDEL- MAZZETTI (1928) und CHEN & HU (1979). Die aus der Karyologie (▬) und Palynologie (—) abgeleiteten phylogenetischen Beziehungen sind durch Verbindungslinien veranschaulicht. Die von BENNELL & HU (1983) festgelegten Pollentypen sind durch Kreissignatur ◯ symbolisiert. Das Fehlen von Carotinoiden in den Blüten ist durch Rasterung (░) dargestellt.

Danksagung:
Mein Dank gilt jenen Mitgliedern der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, die durch das Aufsammeln von Lebendmaterial bereitwillig diese Studie unterstützten. Hier wurde mir vor allem die Unterstützung von Herrn Dr.W. Lippert, W. Zahlheimer, N.Müller, F.Fürnrohr, F. Hellwig, R. Vogt und Ch. Oberprieler zuteil. Herrn F. Hellwig sowie Herrn A. Gröger danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literaturverzeichnis

BENNELL, A.P. & C.M.HU, 1983: The pollen morphology and palynology of Lysimachia. Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh 40, 3: 425-458.

BELAEVA, V.A. & V. N. SIPLIVINSKY, 1975: Chromosome numbers and taxonomy of some species of Baikal flora. Bot. Zurn. SSSR 61,6: 873-880.

CARR, G.D., 1978: Chromosome numbers of Hawaiian flowering plants and the significance of cytology in selected taxa. Am. J. Bot. 65: 236- 242.

CAVE, M.S. et. al., 1958 - 1965: Index to plant chromosome numbers. Calif. Bot. Soc. Chapel Hill, North Carolina.

CHEN, F.H. & C.M. HU, 1979: Taxonomic and phytogeographic studies on Chinese species of Lysimachia. Acta Phytotax. Sinica 17: 21-53.

COOPERRIDER, T.S & B.L. BROCKETT, 1975: In IOPB chromosome number reports XLIX. Taxon 24: 511-516.

COFFEY, V.J. & S.B.JONES, 1980: Biosystematics of Lysimachia Section Seleucia (Primulaceae). Brittonia 32,3: 309-322.

CZAPIK, R. in SKALINSKA, M., et al. 1964: Additions to chomosome numbers of Polish angiosperms. Acta Polsk. Towarz. Bot. 33: 45-76.

DARLINGTON, C. D. & A.P. WYLIE, 1955: Chromosome atlas of flowering plants. London.

FAGIOLI, A. & F. FABRI, 1971: Numeri chromosomici per la flora Italiana. Inf. Bot. Italiana 3. 47-94.

FEDOROV, A. A. (ed.), 1969: Chromosome numbers of flowering plants.- Leningrad.

FERGUSON, L.F., 1972: Lysimachia. In: Flora Europaea 3: 26-27. Cambridge

GADELLA, T.W.J. & E. KLIPHUIS, 1973: Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands VI. Proc. Kon. Ned. Acad. Wetensch., ser. C 76: 303-311.

GADELLA, T.W.J. & E. KLIPHUIS, 1971: Chromosome numbers of flowering plants of the Netherlands V. Proc. Kon. Ned. Acad. Wetensch. ser. C. 74.

GADELLA, T.W.J. & E. KLIPHUIS, 1967: Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands III. Proc. Roy. Neth. Acad. Sci. Ser. C. 70: 7-20.

GADELLA, T.W.J. & E. KLIPHUIS, 1963: Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. Acta Bot. Neerl. 12: 195-230.

GARAJOVA in MAJOVSKY J., 1970: Index of chromosome numbers of Slowakian flora (Part 2). Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen. Bot. 16: 1-16.

GOLDBLATT, P. (ed.), 1985: Index to plant chromosome numbers 1982-1983. Missouri Botanical Garden.

GOLDBLATT, P. (ed.), 1984: Index to plant chromosome numbers 1979-1981. Missouri Botanical Garden.

GOLDBLATT, P. (ed.), 1981: Index to plant chromosome numbers 1975-1978. Missouri Botanical Garden.

HANDEL-MAZZETTI, H., 1928 : A revision of the Chinese species of Lysimachia with a new system of the whole genus. Notes Royal Bot.Gard. Edinburgh 16:51-122.

HANDEL-MAZZETTI, H., 1929: Die Subgenera, Sektionen und Subsektionen der Gattung Lysimachia. Pflanzenareale 2: 39-51.

HEUBL, G.R. & R. VOGT, 1988: Zyto- und chemotaxonomische Studien an Lysimachia nemorum L. und Lysimachia azorica HORNEM. ex HOOKER. Mitt. Bot. Staatssamml. München 27: 33-49.

HUYNH, K.-L., 1970: Le pollen et la systematique chez le genre Lysimachia (Primulaceae). Candollea 25,2: 267-296.

KLATT, F.W., 1866: Die Gattung Lysimachia L. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg 4,4: 1-45.

KNUTH, R., 1905: Lysimachia, In A. Engler, Das Pflanzenreich 22 (IV): 256-313. Leipzig.

KRESS, A., 1969: Zytotaxonomische Untersuchungen an Primulaceen . Phyton (Austria) 13: 211-225.

KRAHULCOVA, A., 1988: Selected chromosome counts of the Czechoslovak Flora I. Folia Geobot. Phytotax. 23: 375-381.

LAANE, M.M., 1969: Further chromosome studies in Norwegian vascular plants. Blyttia 27: 5-17.

LÖVE, A. & D. LÖVE, 1982: In IOPB chromosome number reports LXXV. Taxon 31: 344-360.

LÖVE, A. & D. LÖVE, 1974: Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. Lehre.

LÖVE, A. & J.C. RITCHIE, 1966: Chromosome numbers from central Canada. Canad. Jour. Bot. 44: 429-439.

MAJOVSKY, J., MURIN, A. et al., 1987: Karyotaxonomicky prehlad flory Slovenska. Bratislava.

MAJOVSKY, J. et al., 1974: Index of chromosome numbers of Slovakian flora 3. Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae Bot. 22: 1-20.

MOORE, R.J., 1977: Index to plant chromosome numbers for 1973/74. Utrecht.

MOORE, R.J., 1974: Index to plant chromosome numbers for 1972. Utrecht.

MOORE, R.J., 1973: Index to plant chromosome numbers 1967-1971. Utrecht.

MOORE, D.M. 1978: Check-list and chromosome index. Cambridge.

ORNDUFF, R., 1968: Index to plant chromosome numbers for 1966. Utrecht

ORNDUFF, R., 1967: Index to plant chromosome numbers for 1965. Utrecht.

PACKER , J.G. & R. WITKUS, 1982: In IOPB chromosome number reports LXXV. Taxon 31. 363-364.

PAX, F., 1890: Primulaceae In A. ENGLER & K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 4,1: 98-116. Leipzig.

PEEV, D., 1976: Chromosome numbers and critical notes on the taxonomy of some Bulgarian Primulaceae species. Phytology (Sofia) 2: 42-56.

RAY, J.D., 1956: The genus Lysimachia in the New World. Illinois Biol. Monogr. 24:1-160.

REESE, G. 1953: Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen II. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 66: 66-74.

ROTHMALER, W., 1986: Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Band 4. Kritischer Band. Berlin.

SKALINSKA, M., et al., 1976: Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. XI. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 19: 107-148.

STRID, A. & R. FRANZEN, 1981: In chromosome number reports LXXIII. Taxon 29: 709-710.

TANAKA, R. 1974: Organizational system of meiotic division and the development of reproductive cells in higher plants. The cell 6: 22-25.

TANAKA, A. & M. HIZUME, 1980: Karyomorphological studies on species differentiation in some species of Lysimachia II. Kromosomo II: 18-19: 515-525.

TAYLOR, R.L. & G.A.MULLIGAN, 1968: Flora of the Queen Charlotte Islands 2. Ottawa.

THENEN, S., 1911: Zur Phylogenie der Primulaceenblüte. Jena.

UHRIKOVA, A. 1976: In Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 5. Acta. Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 26: 1-42.

VACHOVA, M. & V. FERAKOVA, 1977: In IOPB chromosome number reports LVI. Taxon 26: 257-274.

VAN LOON, , J.C., 1980: In chromosome number reports LXIX. Taxon 29: 718-720.

WULFF, H.D., 1938: Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora II. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 56: 247-254.

Anschrift des Verfassers :

Dr. Günther Heubl

Institut für Systematische Botanik

Menzingerstr. 67

D-8000 München 19